动 物 学 研 究 2003, Aug. 24 (4): 249 ~ 253 CN 53 - 1040/Q ISSN 0254 - 5853
Zoological Research

白琵鹭雏鸟的生长和恒温能力的发育

柳劲松[1,3], 王德华[2,4], 孙儒泳[1]

(1. 北京师范大学 生命科学学院, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875;
2. 中国科学院动物研究所 农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080)

摘要: 1994 年和 1995 年 4 ~ 6 月在扎龙自然保护区 (47°29′N, 124°02′E) 测定了 13 只白琵鹭 (*Platalea leucorodia*) 雏鸟的体重、体长、翅长、跗蹠长和体温, 以及环境温度。雏鸟生长符合逻辑斯谛模型, 而 4 ~ 8 日龄相对生长率最大。随着雏鸟日龄增大, 体温稳步增加而且不随环境温度局部波动改变; 冷暴露 25 min 后体温下降的幅度减小。孵出至 28 日, 雏鸟的体重与在巢内和冷暴露后的体温正相关, 其体重和体长也与恒温指数正相关, 雏鸟身体生长和恒温能力发育有某种同步关系, 体现了晚成鸟的发育特点。

关键词: 白琵鹭; 雏鸟; 生长; 恒温能力发育
中图分类号: Q959.722; Q494; Q951.4 **文献标识码**: A **文章编号**: 0254 - 5853(2003)04 - 0249 - 05

Growth and Development of Homeothermy in Nestlings of Eurasian Spoonbill (*Platalea eucorodia*)

LIU Jin-song[1,3], WANG De-hua[2,4], SUN Ru-yong[1]

(1. *Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering*, *College of Life Sciences*, *Beijing Normal University*, *Beijing* 100875, *China*; 2. *State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents*, *Institute of Zoology*, *the Chinese Academy of Sciences*, *Beijing* 100080, *China*)

Abstract: Body mass (BM), body length (BL), wing length, tarsus length, and body temperature (T_b) of 13 nestlings of *Platalea leucorodia* at Zhalong Natural Reserve (47°29′N, 124°02′E) were measured every two days in a period from April to June in 1994 and 1995. The growth of the nestlings was in keeping with the logistic equation, and the highest relative growth rate appeared in the period of 4 – 8 days. T_b steadily increased with age in days and not fluctuated with ambient temperature (T_a), and the extent of reduction in T_b after cold exposure of 25 min to T_a progressively decreased. Nestlings within first 28 days, BM was positively corrected with T_b in nests and after cold exposure, and BM and BL were also positively related to the index of homeothermy. This means that body growth is in synchronization with thermogenic ability, reflecting the character of altricial nestlings.

Key words: *Platalea leucorodia*; Nestling; Growth; Development of homeothermy

晚成性雏鸟 (altricial nestlings) 在发育早期对低温的代谢反应很低, 因而没有能力调节体温 (Dawson & Evans, 1957; Sedinger, 1986; Prinzinger et al, 1991; Visser, 1998)。这时, 维持雏鸟体温的绝大部分热量来自亲鸟 (Olson, 1992; Visser, 1998)。但随着雏鸟发育的进程, 其体温调节能力逐步加强, 最终建立起良好的产热机制, 从而能保持稳定的体温 (Olson, 1994)。影响雏鸟恒温能力发育的因素有多种, 如生长速率 (Verbeek, 1988)。把雏鸟从巢中取出放在自然环境中冷暴露一段时间后, 测定的雏鸟体温称为"内温性的生理年龄" (physiological age of endothermy) (Dunn, 1975a); 而在野外直接测定的巢中雏鸟的体温, 称为"内温性的有效年龄" (effective age of en-

收稿日期: 2002 - 09 - 19; 接受日期: 2003 - 03 - 10
基金项目: 黑龙江省教育厅基金资助项目
3. 现工作单位: 齐齐哈尔大学生命科学与工程学院 (Working place: College of Life Science and Engineering, University of Qiqiha'er)
4. 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: wangdh@panda.ioz.ac.cn

dothermy)（Yarbrough，1970）。通常采用测定上述两种体温的方法研究雏鸟恒温能力的发育。由于有亲鸟的保暖和雏鸟的集群，因而晚成性雏鸟的“有效年龄”一般早于“生理年龄”。如灰冠领雀（*Leucosticte tephrocotis*）（Yarbrough，1970）和小嘴乌鸦（*Corvus corone*）（Verbeek，1995）雏鸟的“有效年龄”要比“生理年龄”分别早6 d和12 d。尽管雏鸟恒温能力发育的研究已有很多报道，但多数以鸣禽类为主，大型鸟类的研究相对较少（Verbeek，1988）。

白琵鹭（*Platalea leucorodia*）是鹳形目（Ciconiiformes）鹮科（Threskiornithidae）琵鹭属（*Platalea*）的大型涉禽。近年来由于数量显著减少，已被国际鸟类保护协会鹳、鹮和鹭考察组列入全世界52种保护对象之一。有关白琵鹭生态学和生理学等方面的研究十分缺乏（Liu et al，1997）。为了解白琵鹭雏鸟在生长发育过程中恒温能力建立的时间、过程和可能机制，我们于1994～1995年春季和夏季在黑龙江扎龙国家自然保护区对雏鸟的生长和体温进行了测定，以揭示雏鸟在发育早期其体温随环境温度变化的规律，以及雏鸟身体发育与恒温能力的关系。

1 材料和方法

1.1 自然概况

扎龙自然保护区位于齐齐哈尔东南方向（北纬47°29′，东经124°02′），南北长65 km，东西长37 km，总面积21万 km^2。该地区1994～1995年的年平均温度为1～3 ℃，年降水量450～500 mm，属温带过渡性气候。在保护区西部和西南部各有1个白琵鹭营巢地。

1.2 实验方法

于1994年和1995年的4～6月，对拟研究的白琵鹭的巢和雏鸟编号（10个巢，13只雏鸟）。从孵出之日起，连续28 d，隔天测量雏鸟的体重、体长、翅长、跗蹠长和体温，同时记录环境温度。

体重用扭力天平秤量（±1 g），体长用直尺测量（±1 mm），翅长和跗蹠长用游标卡尺测量（±0.1 mm）。逻辑斯谛模型采用Ricklefs（1967）的算法。相对生长率（*R*）按Brody（1945）和Østnes et al（2001）介绍的方法，以4 d为1个时间段计算：

$$R=(\ln x_2-\ln x_1)/(t_2-t_1)$$

式中 x_1 和 x_2 分别是雏鸟在发育时间 t_1 和 t_2 时各变量的测量值。

体温（temperature body，T_b）的测定用北京师范大学司南仪器厂生产的SY-2型数字温度计（±0.01 ℃）。采用Wen & Sun（1993）和Verbeek（1995）的方法，先测定巢中雏鸟的 T_b，然后将雏鸟移至地面，在自然环境温度下冷暴露25 min后再测定体温。雏鸟恒温指数（index of homeothermy，*HI*）的计算依照Ricklefs（1987）和Østnes et al（2001）的方法：

$$HI=(T_f-T_a)/(T_i-T_a)$$

式中 T_i 和 T_f 分别是冷暴露前和冷暴露后的雏鸟 T_b，T_a 是环境温度（ambient temperature）。

2 结 果

2.1 雏鸟的生长

雏鸟体重的增长符合逻辑斯谛模型，K值为2 031.5 g（表1）：雏鸟出壳时，体重为（60.0±4.4）g，为成鸟体重的2.8%［（2 081±263）g，$n=4$］；随着生长时间的延长，体重逐渐增加；28日龄时，体重已达（1 890.0±210.3）g，接近成鸟体重。雏鸟其他变量（体长、翅长和跗蹠长）的生长也符合逻辑斯谛模型（表1）。雏鸟各年龄组各变量的相对增长率不同：5～8日龄组显著大于其他年龄组（除1～4日龄组的体长外）；1～4和9～12日龄组显著大于其余年龄组（表2）。

2.2 雏鸟体温的变化

雏鸟孵出后，随着生长时间的延长，体温稳步增加。这个趋势不随环境局部波动改变（图1）。随着发育时间的增加，雏鸟冷暴露后体温下降的幅度减小：刚孵出的雏鸟冷暴露25 min后体温减幅为6.5 ℃［巢内（33.8±4.6）℃对巢外（27.3±3.8）℃，$n=11$］；10日龄为2.1 ℃［（38.0±5.7）℃对（35.9±4.8）℃］；16日龄为1.8 ℃［（39.2±3.7）℃对（37.4±2.4）℃］；28日龄为0.4 ℃［（40.6±0.3）℃对（40.2±0.9）℃］。

恒温指数在4～10日增长最快，至0.9左右；此前次之，而此后增长缓慢，28日龄达到0.97。整个增长曲线接近逻辑斯谛模型（图2）。

2.3 雏鸟身体发育与恒温能力的关系

自孵出至生长到28日，雏鸟的体重与巢内体温和冷暴露后的体温均呈正相关（巢内：$r^2=0.86, P<0.001$；冷暴露：$r^2=0.85, P<0.001$）；而其体重和体长也与恒温指数分别呈正相关(体重：

表 1　白琵鹭雏鸟 4 个生长变量的逻辑斯谛模型

Table 1　Logistic equations of 4 growth variables in nestling spoonbills

生长变量 Growth variable	逻辑斯谛模型 Logistic equation	r^2
体重 Body mass	$y = 2\,031.5$ g/ $[1 + e^{2.78 - 0.19t}]$	0.97
体长 Body length	$y = 861.6$ mm/ $[1 + e^{1.54 - 0.10t}]$	0.99
翅长 Wing length	$y = 346.5$ mm/ $[1 + e^{2.66 - 0.16t}]$	0.98
跗蹠长 Tarsus length	$y = 168.8$ mm/ $[1 + e^{1.87 - 0.14t}]$	0.98

表 2　白琵鹭雏鸟不同日龄组 4 个测度的相对生长率

Table 2　Relative growth rate of 4 measurements for nestling spoonbills

日龄 Age (d)	测度 Measurement*			
	体重 Body mass (g/d)	体长 Body length (mm/d)	翅长 Wing length (mm/d)	跗蹠长 Tarsus length (mm/d)
1 ~ 4	0.25 ± 0.00^b	0.07 ± 0.01^a	0.11 ± 0.01^c	0.08 ± 0.02^b
5 ~ 8	0.27 ± 0.01^a	0.08 ± 0.01^a	0.19 ± 0.02^a	0.12 ± 0.02^a
9 ~ 12	0.19 ± 0.01^c	0.06 ± 0.01^b	0.14 ± 0.01^b	0.10 ± 0.02^b
13 ~ 16	0.07 ± 0.01^d	0.03 ± 0.01^e	0.04 ± 0.01^e	0.03 ± 0.01^d
17 ~ 20	0.04 ± 0.01^e	0.04 ± 0.01^d	0.05 ± 0.01^e	0.06 ± 0.01^c
21 ~ 24	0.03 ± 0.01^e	0.05 ± 0.00^c	0.08 ± 0.01^d	0.03 ± 0.01^d
25 ~ 28	0.01 ± 0.00^f	0.04 ± 0.00^d	0.04 ± 0.01^e	0.03 ± 0.01^d

* 上标字母不同者表明组间存在显著差异（$P < 0.05$）。

* With different superscripts are significantly different between groups ($P < 0.05$).

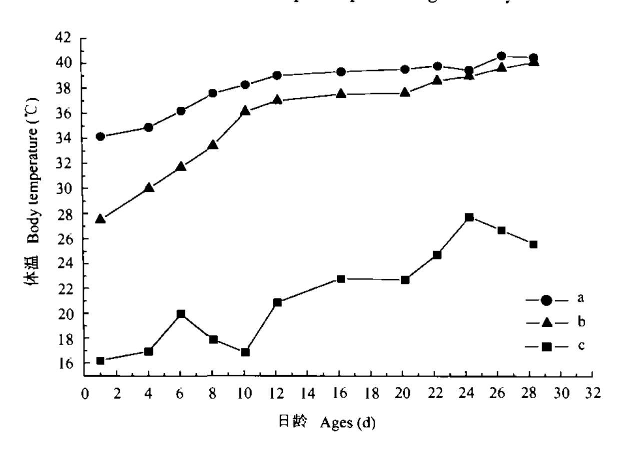


图 1　白琵鹭雏鸟体温随日龄的变化

Fig. 1　Changes of body temperature with age in days in spoonbill nestlings

a. 巢内 (In nests); b. 冷暴露 25 min (25 min cold exposure); c. 环境温度 (Ambient temperature)。

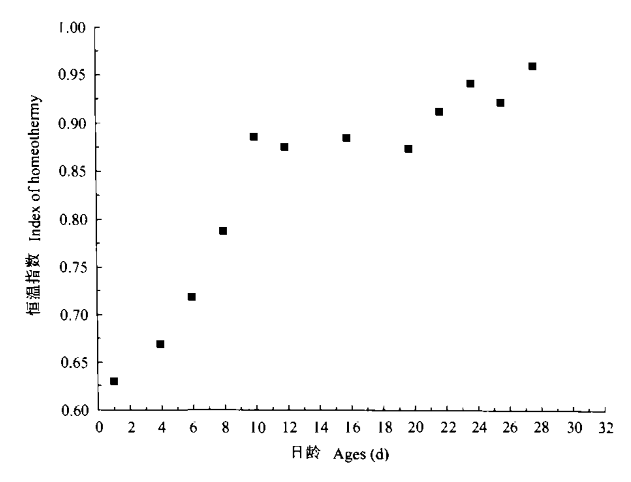
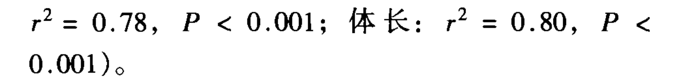


图 2　白琵鹭雏鸟恒温指数随日龄的变化

Fig. 2　Changes of the index of homeothermy with age in days in spoonbill nestlings



$r^2 = 0.78$，$P < 0.001$；体长：$r^2 = 0.80$，$P < 0.001$）。

3　讨　论

3.1　雏鸟的生长

Starck & Ricklefs (1998) 根据 557 种鸟的系统发育情况，分析了逻辑斯谛生长指数和体重增长的关系，提出了生长指数的实际测定值和理论值的比率作为衡量雏鸟生长的指标。据此，白琵鹭雏鸟的逻辑斯谛生长指数为 0.19/d，约为理论值（0.08/d）的 2.4 倍，表明白琵鹭雏鸟的生长速度较快。28 日龄雏鸟的体重比刚孵出时增加了近 32 倍，接

近K值（Liu et al，1997）。早成鸟和晚成鸟生长速率的差异早就引起人们的注意。Dawson & Evans（1957，1960）认为这是由于不同的发育阶段，能量分配的策略不同所致。能量分配假说认为晚成鸟在发育早期，由于雏鸟降低了活动性和产热调节所需要的能量，因而用于生长的能量较高。本研究中白琵鹭的生长参数表明，12日龄前，体重、体长、翅长和跗蹠长的相对生长率均较高，尤以4～8日龄最大。类似的结果也发现于红翅黑鹂（*Agelaius phoeniceus*）（Olson，1992）和欧洲蛇鹈（*Phalacrocorax aristotelis*）（Østnes et al，2001）等鸟类，其雏鸟的最大相对增长率分别出现在3至6日龄和5到10日龄。

雏鸟在生长发育过程中，身体的不同器官生长速率存在较大的差异。晚成雏鸟各器官的生长速率基本相同（Marsh & Wickler，1982）。白琵鹭雏鸟的生长基本符合晚成鸟生长特征：雏鸟的跗蹠部在10日龄时已达成体［（147±10.3）mm，$n=4$］的50%，28日龄时接近成体；翅膀的发育在16日龄时也达到成体［（325±22）mm，$n=4$］的50%，28日龄时是成体的97%。白琵鹭雏鸟的体重渐近线只是成鸟平均体重的91%。在鲣鸟科（Sulidae）和鸬鹚科（Phalacrocoracidae）的鸟类中也发现类似的结果（Dunn，1975b）。这与信天翁科（Diomedeidae）和海燕科（Hydrobatidae）等晚成鸟的趋势相反，这些鸟类在初飞前体重往往已超过成体（Dunn，1975b）。

3.2 恒温能力的发育

当暴露于较低的环境温度时，高的热传导率和较低的代谢产热能力大概是雏鸟发育的早期阶段不能维持稳定体温的主要因素（Østnes et al，2001），特别是晚成鸟。随着雏鸟的发育，个体增大后相对体表面积减小、散热量降低，羽毛隔热性能增加、热传导降低；代谢产热能力增加和内分泌调控机制逐渐完善。结果是平均体温升高，恒温能力增强（Verbeek 1991；Østnes et al，2001）。

白琵鹭雏鸟在发育初期时无论在巢中还是巢外（冷暴露），其体温随日龄增加而上升。在巢中体温从孵出之日的33.8 ℃上升到10日龄的38.0 ℃，此时已达到成体体温的92%，28日龄时已达到成体体温的99%。巢外（冷暴露）雏鸟的体温从孵出时的27.3 ℃到10日龄的35.9 ℃，此时为成体体温的87%，28日龄时已达到成体体温的98%。雏鸟的恒温指数在10日龄时为0.89，28日龄时已达到0.97，接近成体的恒温指数（图2），表明此时雏鸟已具有相当好的体温调节能力（Østnes et al，2001）。Wen & Sun（1993）在研究牛背鹭（*Bubulcus ibis*）雏鸟恒温能力发育时发现其早期体温升高明显，指出雏鸟体温的快速升高，对于减少对外界环境温度的依赖具有重要的生态适应意义。

白琵鹭雏鸟在28日内，体重与巢内体温和冷暴露后体温均呈正相关，以及体重和体长与恒温指数均正相关，说明雏鸟身体生长和恒温能力发育有某种同步关系。这些结果支持Verbeek（1991）和Østnes et al（2001）的结论。

聚群也是雏鸟重要的体温调节方式。我们观察到在发育早期雏鸟常常几只在巢中聚在一起，同时亲鸟卧于巢中，为雏鸟保暖。Li & Liu（1978）在研究大苇莺（*Acrocephalus arundinaceus*）雏鸟体温调节时发现类似的情况。Verbeek（1995）在研究小嘴乌鸦（*Corvus corone*）雏鸟的体温调节时指出，雏鸟的集群可使散热面积降低，减少热量的散失，同时有利于储存热能（小环境比较稳定）；加之亲鸟的保育，巢中雏鸟的体温明显高于冷暴露雏鸟的体温。随着肩羽和飞羽的长出，恒温机制进一步得到加强，16日龄时巢中或冷暴露雏鸟的体温分别为39.2 ℃和37.4 ℃，28日龄时已接近双亲，此时亲鸟对雏鸟的保暖行为明显降低，17日龄时几乎为零。

关于羽毛对雏鸟恒温能力的影响存在不同的观点。Chien & Wang（1977）认为，恒温机制的建立主要是内部神经化学的调节和羽毛的覆盖，羽毛在体温调节机制建立中是起辅助作用的。而Wen & Sun（1993）则认为，羽毛对雏鸟恒温能力的影响是非常重要的，恒温能力发育完善之日正是雏鸟羽毛覆盖丰满之时。白琵鹭的雏鸟5日龄时全身绒羽丰满起来，10日龄时肩羽和飞羽长出，并开始放樱，20日龄副羽覆盖全身（Liu et al，1997）。雏鸟的生长与恒温能力的发育是同步的，羽毛的发育在白琵鹭雏鸟恒温能力的建立过程中可能起重要的作用。

总之，白琵鹭雏鸟的生长和恒温能力的发育符合晚成鸟的发育特点，在发育早期较晚期迅速。雏鸟恒温能力的建立过程包含了产热能力增强和热耗散减弱的协同作用。

参考文献：

Brody S. 1945. Bioenergetics and Growth, with Special Reference to the Efficiency Complex of Domestic Animals [M]. New York: Reinhold.

Chien KC, Wang PC. 1977. Preliminary observations on the development of thermoregulatory mechanism of some bird species [J]. *Acta. Zool. Sin.*, **23** (2): 212-218. [钱国桢，王培潮. 1977. 鸟类恒温机制建立的初步观察. 动物学报, **23** (2): 212-218.]

Dawson WR, Evans FC. 1957. Relation of growth and development to temperature regulation in nestling field and chipping sparrows [J]. *Physiol. Zool.*, **30**: 315-327.

Dawson WR, Evans FC. 1960. Relation of growth and development to temperature regulation in nestling Vesper sparrows [J]. *Condor*, **62**: 329-340.

Dunn EH. 1975a. The timing of endothermy in the development of altricial birds [J]. *Condor*, **77**: 288-293.

Dunn EH. 1975b. Growth, body components, and energy content of nestling double-crested cormorants [J]. *Condor*, **78**: 350-356.

Li SC, Liu BQ. 1978. Cold-resistance and thermoregulation of nestling eastern great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* [J]. *Acta. Zool. Sin.*, **24** (3): 251-253. [李世纯，刘炳谦. 1978. 大苇莺雏鸟的耐寒性及体温调节. 动物学报, **24** (3): 251-253.]

Liu JS, Yang XZ, Li YF, Han ZY, Wang YJ. 1997. Observation on the habit of white spoonbill and development of it's nestling [J]. *Chin. J. Zool.*, **32** (2): 43-45. [柳劲松，杨秀芝，李云芳，韩兆义，王艳娟. 1997. 白琵鹭繁殖及雏鸟发育的观察. 动物学杂志, **32** (2): 43-45.]

Olson JM. 1992. Growth, the development of endothermy, and the allocation of energy in Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) during the nestling period [J]. *Physiol. Zool.*, **65**: 124-152.

Olson JM. 1994. The ontogeny of shivering thermogenesis in the Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) [J]. *J. Exp. Bio.*, **191**: 59-88.

Østnes JE, Jenssen BM, Bech C. 2001. Growth and development of homeothermy in nestling Europe shags (*Phalacrocorax aristotelis*) [J]. *Auk*, **118**: 983-995.

Marsh RL, Wickler SJ. 1982. The role of muscle development in the transition to endothermy in nestling bank swallows, *Riparia riparia* [J]. *J. Comp. Physiol. B.*, **149**: 99-105.

Prinzinger R, Prebmar A, Schleucher E. 1991. Body temperature in birds [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **99A**: 499-506.

Ricklefs RE. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curve [J]. *Ecology*, **48**: 978-983.

Ricklefs RE. 1987. Characterizing the development of homeothermy by rate of body cooling [J]. *Fun. Ecol.*, **1**: 151-157.

Sedinger JS. 1986. Growth and development of Canada goose goslings [J]. *Condor*, **88**: 169-180.

Starck JM, Ricklefs RE. 1998. Variation, constraint, and phylogeny: Comparative analysis of variation in growth [A]. In: Starck JM, Ricklefs RE. Avian Growth and Development [M]. New York: Oxford University Press. 381-423.

Verbeek NAM. 1988. Development of a stable body temperature and growth rates in nestlings of three ground nestling passerines in alpine tundra [J]. *J. Ornithol.*, **129**: 449-456.

Verbeek NAM. 1991. Natal pterylosis of the northwestern crow, *Corvus caurinus* [J]. *Can. J. Zool.*, **69**: 1534-1537.

Verbeek NAM. 1995. Body temperature and growth of nestling Northwestern crows, *Corvus caurinus* [J]. *Can. J. Zool.*, **73**: 1019-1023.

Visser GH. 1998. Development of temperature regulation [A]. In: Starck JM, Ricklefs RE. Avian Growth and Development [M]. New York: Oxford University Press. 117-156.

Wen ZZ, Sun RY. 1993. The breeding, growth and development of homeothermy in cattle egret (*Bubulcus ibis*) [J]. *Acta. Zool. Sin.*, **39** (3): 263-271. [文桢中，孙儒泳. 1993. 牛背鹭的繁殖、生长和恒温能力发育的研究. 动物学报, **39** (3): 263-271.]

Yarbrough CG. 1970. The development of endothermy in nestling gray-crowned rosy finches, *Leucosticte tephrocotis* [J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **34A**: 917-925.